Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 5. Januar 1960 Nr. 32

Form, Ableitung und Bedeutung von Stridulationsweisen[1,2]

im Verwandtschaftskreis um *Chorthippus longicornis* (Latr.) — als grundsätzliches Beispiel der Vergleichung

Chorthippus caffer – eine selbständige Art (Orthoptera, Acridiidae)

Von Albrecht Faber

Mit 13 Abbildungen

Herrn Professor Dr. Otto Koehler, Freiburg i. Br., zum 70. Geburtstag gewidmet

Die Ermittlung und Untersuchung der echten Formverwandtschaften, also der Homologien von Stridulationsweisen, ist von grundsätzlicher Wichtigkeit. Sie bildet die Grundlage für die Frage, wie die verschiedenen Stridulationsformen nebeneinander entstanden oder auseinander abzuleiten sind; ihre weitere Verfolgung führt zu dem Problem, wie das Stridulieren überhaupt entstanden ist — in noch weiterer Sicht geht es darum, zu erfahren, wie nicht nur das Stridulieren, sondern die Entwicklung der kommunikativen Ausdrucksäußerungen der Tiere ganz allgemein auf ihren vielen Wegen verlaufen sein kann.

In diesem Aufsatz kann zwar nur auf einen kleinen Teilausschnitt eingegangen werden. Die folgenden Seiten befassen sich dabei zunächst nur mit der Betrachtung einiger sehr spezieller Einzelerscheinungen und systematischer Fragen. Die Darlegungen grundsätzlicherer Art folgen dann auf den Seiten 5 bis 7. —

Beim Suchen nach Material für die Erweiterung von Kreuzungsversuchen mit Spezies der Gattung *Chorthippus* ergab sich, daß die ungemein häufige und bekannte Art *Chorthippus longicornis* (Gemeine Grasschrecke) mehrere Verwandte besitzt, die als selbständige Arten von ihr unterschieden werden müssen. Zu dem unlängst beschriebenen *Chorthippus erythropus* (siehe diese Beiträge Nr. 16, 1958, A. Faber) tritt nun *Chorthippus caffer* als weitere eigenständige Spezies.

Den Anlaß zu diesen Ermittlungen verdanke ich Herrn Dr. A. Galvagni (Rovereto), der 1950 zu *Chorthippus longicornis* (Latr. 1803/04) [= *parallelus* (Zett. 1821)] eine „f. *ochracea*" beobachtet und beschrieben hatte.

Schon 1921 war W. Ramme (siehe Schriftenverzeichnis: 1923) aufgefallen, daß *Chorthippus longicornis* auf dem Monte Spinale (Oberitalien; 2100 m) zu „wohl 90%" in „schokoladenbraunen" Exemplaren vertreten sei, die er als „f. *caffra*"[3] bezeichnete. Für diese Form als anscheinend reine Farbspielart — auch Ramme behandelt sie dann im Rahmen allgemeinerer Ausführungen über Farbabänderungen bei Orthopteren-

[1] Eingegangen am 29. 10. 1959.

[2] Die hier berücksichtigten 34 Stridulationsweisen der 5 behandelten Spezies stellen keineswegs alle ihre Stridulations- oder gar Äußerungsformen dar. Weitere Formen siehe Faber 1929 a: Übergänge; 1953, Beilage 3 (3 Teile).

[3] Zum italienischen Substantiv und Adjektiv: caffro, caffra = Kaffer, „dunkelfarben" wurde von Ramme eine lateinische Form caffer, -ra gebildet.

arten[4] und schreibt über seine „f. *caffra*“: „es muß hier ein ganz spezieller Einfluß vorliegen“ — interessierte sich niemand des weiteren; A. GALVAGNI (Rovereto) gebührt das Verdienst, bei der Aufstellung seiner „f. *ochracea*“ darauf aufmerksam gemacht zu haben, daß hier etwas Besonderes vorliegt. Ich danke ihm bei dieser Gelegenheit auch für seine Förderung bei diesen Untersuchungen. Herr cand. rer. nat. W. ENGELMANN (Tübingen), der mich bei diesen und ähnlichen Gelegenheiten hervorragend unterstützt hat, hat mit seiner Hilfe lebende Tiere von seinem Fundort Malga Caret bassa (1400 m, Val di Genova) beschafft, ebenso die „f. *caffra*“ RAMMES von der Hochfläche des Monte Spinale mitgebracht.

Die Untersuchung der Stridulationen, die im letzten Jahr die Herausarbeitung des *Chorthippus erythropus* als klarer Art erlaubten, ergab — wie ich vermutet hatte —, daß auch in diesen beiden Formen „*caffra*“ und „*ochracea*“ eine selbständige, wenn auch mit *Chorthippus longicornis* nahe verwandte Spezies steckt; und zwar handelt es sich in beiden Fällen um ein und dieselbe Spezies, die also den Regeln gemäß im Anschluß an RAMMES Mitteilung von 1923 als *Chorthippus caffer* (Rme. 1923) Faber f. *caffra* Rme. bzw. bei der von A. GALVAGNI beschriebenen Form als *Ch. caffer* f. *ochracea* Galvagni zu bezeichnen wäre.

A. GALVAGNI hat auf die Farbübergänge aufmerksam gemacht und ihre wahrscheinliche Beziehung zu verschiedenartigen Biotopen hervorgehoben; diese Betrachtungen haben ihn auch auf die Feststellung des näheren Zusammengehörens seiner f. *ochracea* mit der f. *caffra* RAMMES geführt (1950, S. 62). Er weist mit Recht darauf hin, daß der f. *ochracea* vom Fundort Malga Caret bassa durchaus nicht in allen Fällen die Grünfärbung fehlt, sondern, wie sich aus seinen Angaben (1950) errechnen läßt, nur bei 74—80% der von ihm beobachteten Tiere; aus RAMMES Bemerkung, „wohl 90%“ der von ihm beobachteten Tiere von der Hochfläche des Monte Spinale seien dunkelbraun gefärbt, geht indirekt das gleiche hervor; und eben durch dieses Vorkommen auch mehr oder weniger grüner Tiere wird die Ähnlichkeit mit *Chorthippus longicornis* noch größer.

Der maßgebende Unterschied liegt in den Stridulationen. *Chorthippus longicornis* hat neben einem durch syndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugten Rivalenlaut eine ungemein charakteristische, dem Beobachter sofort auffallende hauptsächliche Form, die durch antidrome Hinterschenkelbewegungen erzeugt wird: während der eine Hinterschenkel sich aufwärts bewegt, bewegt sich gleichzeitig der andere abwärts, darauf führen beide Hinterschenkel je die entgegengesetzte Bewegung aus, dann erfolgen die gleichzeitigen antidromen Bewegungen wieder in der ersten Richtung, und so mehrmals rasch nacheinander. Es entsteht eine Lautäußerung, deren schwirrender Klang etwa durch „zsärrs“ wiedergegeben werden kann (siehe Abb. 8 und 9; vgl. auch FABER 1929 a, S. 751; und 1929 b, S. 5; 1953, Beilage 3, Anfangsteil). Einen gleichen Rivalenlaut besitzt übrigens noch *Chorthippus dorsatus* (Abb. 10). Dieser so ungemein bezeichnende antidrome Rivalenlaut fehlt *Chorthippus caffer*; er besitzt nur einen durch syndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugten Rivalenlaut (Abb. 5, 6).

Ein freilich durchaus schwächerer, weil nicht ausschließlicher Unterschied besteht in einer lautlosen, einmaligen oder doch nur in kleinen Abständen wiederholten, syndromen Aufabbewegung der dabei nicht gegen die Elytren rei-

[4] RAMME hat nach Mitteilung von Herrn Dipl.-Biologen K. GÜNTHER, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität zu Berlin, seine Exemplare vom Monte Spinale von 1923 gar nicht als eigene Typen herausgestellt, sondern mit der Etikettierung „*Chorthippus parallelus*“ bei *Ch. longicornis* mit eingereiht. Die dunkle Farbe der Tiere dieses Fundorts, in Verbindung mit seinen Angaben in seinem Aufsatz von 1923 lassen aber keinen Zweifel an dem Gemeinten. Ich habe 2 mir freundlich zur Prüfung zugesandte Exemplare mit den von mir 1959 untersuchten Tieren verglichen und als gleichartig festgestellt. Übrigens befinden sich in der Sammlung von Professor Dr. R. EBNER in Wien 3 ihm von A. GALVAGNI übergebene, 1946 gesammelte und als f. *caffra* bestimmte Exemplare, mit dem Fundort: Paganella (Becco del Corno).

benden Hinterschenkel. Sie leitet die nachfolgenden Laute der Paarungseinleitung (Abb. 11) ein, die denen von *Chorthippus longicornis* (Abb. 12) ähnlich sind. Näheres soll später an Hand genauerer Auswertungen der Tonbandaufnahmen mitgeteilt werden. Doch tritt die vorhin genannte lautlose Aufabbewegung auch bei *Ch. longicornis* auf. Es scheint bis jetzt so, als ob sie bei *Ch. caffer* wesentlich häufiger und in der Form ausgeprägter vorkomme. Statistische Untersuchungen an einer größeren Anzahl von Exemplaren beider Spezies konnten aber noch nicht ausgeführt werden.

Dagegen ist die andere der beiden Rivalenlaut-Formen des *Ch. longicornis*, die durch syndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugt wird, dem Rivalenlaut des *Ch. caffer* (Abb. 5, 6) durchaus ähnlich. Dasselbe gilt vom „gewöhnlichen Gesang" der beiden Spezies (*Ch. caffer:* Abb. 1; *Ch. longicornis:* Abb. 4). Doch wäre es möglich, daß die weitere Untersuchung ergibt, daß die gewöhnlichen Gesänge von *Ch. caffer* aus einer durchschnittlich etwas größeren Zahl von Einzelbestandteilen gebildet sind. Das würde — wie auch einiges andere — eine gewisse Ähnlichkeit mit *Ch. montanus* bedeuten.

Auch einer vor kurzem beschriebenen neuen Spezies, *Chorthippus erythropus* Faber 1958, fehlt jener antidrome Rivalenlaut des *Ch. longicornis* völlig; auch sie hat nur einen durch syndrome Bewegungen erzeugten Rivalenlaut (Abb. 7). Sie hat aber außerdem auch einen wesentlich anderen Paarungseinleitungsgesang (Abb. 13; längere Reihen siehe FABER 1958, Abb. 1 und 2).

Ebenso fehlt dem gleichfalls nahestehenden *Chorthippus montanus* (Charp.) stets der antidrome Rivalenlaut, worauf ich schon früher als auf einen der wichtigen Beweise der Selbständigkeit dieser zu Unrecht immer wieder mit *Ch. longicornis* (Latr.) [= *parallelus* (Zett.)] vereinigten Spezies hinwies (FABER 1929 b).

Auch leise Werbegesänge, mit verringerter Amplitude der Hinterschenkel ausgeführt, wie sie in je verschiedener Art die Spezies *Ch. longicornis* und *Ch. montanus* besitzen, kommen bei *Ch. caffer* vor. Ebenso fehlen nicht die „Ansprünge ohne Werbung". Außerdem zeigt *Ch. caffer* aber sehr schöne Werbegesänge vom Typ der „Langwerbungen" oder „langausgeführten Werbungen" (FABER 1953, S. 27). Ich trage zuerst nach, daß diese „langausgeführten Werbungen", deren typische Weise ich für *Ch. montanus* beschrieben habe (1953, Beilage 3, mittlerer Teil, Spalte 3), auch bei *Ch. longicornis*, in etwas anderer Klangfarbe und Weise, auftreten.[5] Ähnlich wie die Langwerbungen von *Ch. longicornis* sind nun auch die von *Ch. caffer* (Abb. 2 und 3), und es lohnt sich wohl, in den vorliegenden dieser Spezies gewidmeten Zeilen eine kurze Beschreibung zu geben, auch wenn gerade diese Gesangsart nicht so artspezifisch verschieden ist. Es werden dabei, in sehr auffälliger Monotonie hinsichtlich der Dauer, der Pausen, der Abstände, der Anfangszeiten, durch lange Zeit hindurch Werbephrasen ausgeführt, die dem gewöhnlichen Gesang ähnlich sind, aber im allgemeinen eine etwas höhere Zahl von Einzelbestandteilen enthalten (siehe Abb. 2 und 3 gegenüber Abb. 1). Auch ist der Gegensatz zwischen einem besonders leisen Anfang (bis zum 5. oder 6. Einzelbestandteil ist die Lautstärke sehr gering) und einem gesteigerten späteren Teil (die Entwicklung verläuft über ein allmähliches Crescendo) stärker als in manchen gewöhnlichen Gesängen: es ist der Gegensatz zwischen Cantus mitior und Cantus fortior, der ja auch bei manchen anderen Spezies (z. B. *Ch. brunneus, biguttulus* und *mollis*) innerhalb eines und desselben längeren Gesanges realisiert werden kann. Solche Werbephrasen können durch 5 und mehr Minuten hindurch in gleichmäßiger Folge vorgetragen werden, worauf erst ein oder mehrere Ansprünge aufs ♀ kommen (Anspringäußerung siehe Abb. 11). Die Zahl der

[5] Auch die langdauernden, monotonen, eigenartigen Werbegesangsreihen von *Ch. dorsatus* (FABER 1929, S. 765 f.; 1953, Beilage 3) finden ihre richtige Deutung als Homologon zu den „langausgeführten Werbungen" der beiden obengenannten Spezies; bei *dorsatus* kommen nur noch als Sondereigenschaften die Verkürzung der aufgereihten Kurzphrasen sowie deren „Abschleifung" (Correptio) hinzu.

Einzelstöße in jeder Werbephrase betrug im Maximum 24, im Minimum 18 (16), der errechnete Durchschnitt 21,6. Folgende Zahlenangaben aus einer kleinen Reihe aufeinanderfolgender Werbephrasen mögen ein anschauliches Beispiel geben: 20, 21, 18, 22, 24, 23, 23, 20, 23, 22, 16, 23, 24. Die Abstände der Anfänge der einzelnen Werbephrasen betrugen im Maximum 9 (10), im Minimum 5 (3), für 42 Werbephrasen im Durchschnitt 6,6 Sekunden. Die Folgegeschwindigkeit der Einzelbestandteile (= der je durch eine Aufabbewegung der Hinterschenkel erzeugten „Einzelstöße") betrug rund 9 Einzelbestandteile auf 1 Sekunde.

Unterscheidung der 5 Spezies *Chorthippus longicornis, caffer, montanus, erythropus* und *dorsatus* nach Lautäußerungen:

A. Eine alternierende lauterzeugende Bewegung beider Hinterschenkel tritt als bezeichnende auffällige Form eines Teils der Lautäußerungen auf:
   1. Die Rivalenlaute (Abb. 10), ferner der Schlußteil der gewöhnlichen Kurzphrasen [Faber 1957, Abb. 40] und der Werbekurzphrasen zeigen diese durch alternierende Bewegungen erzeugte Stridulation: *Chorthippus dorsatus* (Zett.).
   2. Nur ein Teil der Rivalenlaute (die „asyndrom" erzeugten Rivalenlaute; siehe Abb. 8, 9) besteht aus dieser Stridulation; jedoch treten die so geformten Rivalenlaute häufig auf, und sie sind akustisch (auch optisch) auffällig. In den gewöhnlichen und den Werbekurzphrasen tritt dagegen im ganzen Verlauf eine solche alternierende Stridulationsbewegung überhaupt nicht auf.

      Ferner besteht die Anspringäußerung aus 2—4 pausenlos sich folgenden leisen Anspringlauten („jijiji"), denen ebenfalls pausenlos ein kräftigerer „unmittelbarer" Anspringlaut („dschrit") folgt; dieses einheitliche Lautgebilde klingt etwa wie „jijijidschrit" (Abb. 12) (in seltenen Fällen kann der „unmittelbare", kräftigere Anspringlaut auch noch ein zweites Mal folgen): *Ch. longicornis* (Latr.).

B. Eine durch alternierende Hinterschenkelbewegungen erzeugte Stridulation fehlt:
   1. Die gewöhnlichen Gesänge [Faber 1958, Abb. 32], ganz besonders aber die Werbegesänge der „Langwerbungen" [1958, Abb. 35] klingen länger, tiefer, sonorer. Die Anspringäußerung besteht aus nur einem „unmittelbaren Anspringlaut", dem entweder kein oder nur ein einmaliger „vorbereitender Anspringlaut" (ein leises „schji") vorangeht, der im Gegensatz zu dem von *longicornis* (Abb. 12) vom ersteren durch eine Pause getrennt ist; geht in seltenen Fällen noch ein zweites leises „schji" voraus, so ist es wiederum durch eine Pause getrennt: *Ch. montanus* (Charp.).
   2. Die Einzelbestandteile der gewöhnlichen Gesänge und der Werbegesänge klingen etwas höher und weniger sonor; die Gesänge sind durchschnittlich etwas wenigerzählig.
      a) Gewöhnliche Gesänge (Abb. 1), Werbegesänge der „langausgeführten Werbungen" (Abb. 2 und 3) und Anspringlaute (Abb. 11) sind ähnlich wie bei *Ch. longicornis* (siehe oben unter A 2); der Unterschied liegt im Fehlen des bei *Ch. longicornis* so häufigen, auffälligen, asyndromen Rivalenlautes (Abb. 8 und 9): *Ch. caffer* (Rme.) Faber.
      b) Gewöhnlicher Gesang und Rivalenlaut (Abb. 7) sind ebenfalls denen von *Ch. longicornis* ähnlich. Die Anspringäußerung klingt dagegen ganz anders als bei allen vorhergehenden Spezies; sie ist etwa mit „dji dji dji djiji drr drr drr dji drr ..." wiederzugeben (Abb. 13 [und 1958, Abb. 1—2]). Dabei sind besonders auffällig die trillerartigen Laute, die Länge der Reihe und die Zwischenpausen zwischen den einzelnen Gliedern, die in rascher, ziemlich regelmäßiger Folge gebracht werden, wobei 2—4 auf 1 Sekunde entfallen. Die Reihen dauern am häufigsten 3½ bis 9 Sekunden: *Ch. erythropus* Faber.

In kurzer Zusammenfassung des soeben Angegebenen kann gesagt werden: *Chorthippus dorsatus* fällt durch die schon bei den gewöhnlichen und den Werbegesängen auftretenden asyndrom erzeugten Stridulationen sofort auf; *Ch. montanus* durch die Länge und den sonoren Wohlklang vor allem seiner Werbegesänge in den „lang ausgeführten Werbungen". *Ch. erythropus* fällt durch seine langen, speziell geformten Anspringlautreihen heraus. Von den verbleibenden Spezies *Ch. longicornis* und *Ch. caffer* kann der erstere durch die häufig auftretenden asyndrom erzeugten, etwa durch „zsärrs" oder „särrs" wiederzugebenden kurzen Rivalenlaute abgetrennt werden; den letzteren charakterisiert deren Fehlen.

Diese Unterscheidungsmerkmale der Lautäußerungen können nicht etwa nur dem Systematiker zur Unterscheidung der Arten dienen. Ich darf auf den in einer früheren Arbeit (1932, S. 5—10) enthaltenen Abschnitt hinweisen, in dem näher angegeben wird, wie ein Beobachter schon beim Durchwandern einer Gegend ohne weiteren Aufenthalt zu einem Urteil über Vorkommen oder Fehlen von Arten gelangen kann; auch eine andere Darlegung („Bioakustik", 1942) weist auf die Verwendbarkeit der Lautäußerungen bei biozönologischen Untersuchungen und akustischen Faunenkartierungen hin.

Grundsätzliches über Formverwandtschaft und Ableitung von Stridulationsweisen, dargelegt an der Gruppe *Chorthippus longicornis, caffer, montanus, erythropus, dorsatus*

Die vorhergehende Tabelle ordnet die Lautäußerungen[6] unter dem Gesichtspunkt ihrer diagnostischen Anwendbarkeit. Wissenschaftlich wichtiger ist aber anderes: das Problem der Bedeutung (= Funktion; Vergleichung der Äußerungen nach dem Gesichtspunkt der Analogie); zweitens das der Formverwandtschaft (= Homologie), also die Frage, wie sich die Formen auseinander entwickelt haben.

Auf Hauptfunktionen ist schon im vorhergehenden durch folgende Bezeichnungen für die einzelnen Formen der Lautäußerungen hingewiesen: Gewöhnlicher Gesang, Rivalenäußerung, Störungsreaktions-Äußerung, leiser Werbegesang, Äußerungsform der Langwerbungen, Paarungseinleitungs-Äußerung (vorbereitender und unmittelbarer Anspringlaut), Äußerung des Paarungsbeginns.

Die Formen weisen als Grundlage der gewöhnlichen Gesänge, der Rivalenäußerungen und der Werbegesänge die *Chorthippus*-Kurzphrase (Faber 1953) auf, deren Grundmuster eine meist kleinere Reihe von „Einzelstößen" = von kurzen lauthaften Einzelbestandteilen ist, die eine Anzahl von Malen in fast gleichmäßiger, ziemlich rascher Wiederholung gebracht werden (Beispiel: Abb. 1); jeder dieser Einzelbestandteile entsteht durch ein lautloses oder doch — zum Teil bei Rivalenlauten — weniger lauthaftes Aufwärtsfahren und ein durch Andrücken an die Flügeldecken kräftig lauterzeugendes syndromes Wieder-Abwärtsfahren der beiden Hinterschenkel. Dazu tritt bei *Chorthippus dorsatus* und *longicornis* noch als zweite Möglichkeit die Lautäußerung durch gleichzeitig erfolgende mehrmalige gegenläufige Bewegung beider Hinterschenkel: ein Modus, der in seiner zunächst überraschenden Form durch die — in verschiedenen Graden auftretende — Abweichung von der strengen Bewegungs-Gleichläufigkeit (= Syndromie) vorbereitet und erklärt erscheint, wie sie bei anderen vergleichbaren Acridiiden-Spezies das eine Mal als gelegentliches Nebenergebnis, in anderen Fällen als festgewordene Eigenschaft zu beobachten ist. Bei *Ch. longicornis* und *dorsatus* fällt ihre enge Beziehung zu den Rivalenäußerungen auf: bei *longicornis* kommt diese alternierende Bewegung sogar nur bei Rivalenlauten vor (Abb. 8 und 9); bei *dorsatus* tritt sie in Rivalenlauten wenigstens stets als Mitbestandteil oder gar allein auf (Abb. 10; Faber 1957, Abb. 41 und 42) [während sie hier, bei *dorsatus*,

[6] Siehe auch S. 1, Fußnote 2.

zwar in der Regel sogar Mitbestandteil des gewöhnlichen Gesangs wird, der aber doch, wenigstens in selteneren Formen, bezeichnenderweise auf den syndromen Anteil — und damit dann wieder ganz den gewöhnlichen Gesängen unserer 4 anderen Chorthippi gleichend — beschränkt bleibt; siehe FABER 1957, Abb. 39]. Dies legt die Vermutung nahe, daß diese „Stridulation durch alternierende Hinterschenkelbewegung" in enger (funktionell-physiologischer) Beziehung steht zu dem ebenfalls zum Kreis der Rivalität und der Störungsabwehr gehörenden „abwehrenden Ausschnellen" (FABER 1929, S. 786, Abb. 12 und 13; 1953, S. 40), das seiner natürlichen Funktion, seinem natürlichen Charakter nach vielfach als ebenfalls einseitige, auf jeden Fall am häufigsten als asyndrome, dabei manchmal regelmäßig alternierende Bewegung der Hinterbeine und -schenkel abläuft.[7]

Die vorhin erwähnte Aufreihung der Einzelbestandteile in den gewöhnlichen Gesängen (Abb. 1, 4) verläuft in einer gewissen Steigerung: Beginn mit leisen Lauten, durch Bewegungen mit noch kleiner Amplitude erzeugt, worauf im Verlauf ein Crescendo eintritt.

Bleibt der Anfangsteil für sich stehen, so entsteht die Form der „leisen Werbeäußerungen" mit kleiner Amplitude, wie sie für *Ch. longicornis, caffer* und früher (1953) für *dorsatus* geschildert wurden.

Die Einzelkurzphrasen der Langwerbungen entsprechen in ihrer Form gewöhnlichen Gesängen, bei denen nun aber der Gegensatz zwischen leisem (sich in seiner Verminderung hier etwas länger fortsetzendem) Anfang und kräftiger Steigerung, also der für Werbeäußerungen der Orthopteren so charakteristische Kontrast zwischen leisen und kräftigen Teilen („Pars mitior" und „fortior"), innerhalb einer und derselben Kurzphrase noch verstärkt ist (vgl. auch FABER 1932, S. 56, über *Ch. mollis*); außerdem kann die für Werbegesänge ebenfalls durchweg bezeichnende Eigenschaft der Verlängerung (Prolongatio) sogar die Gestalt der einzelnen Kurzphrasen mit erfassen (so bei *longicornis, caffer* und *montanus* [FABER 1957, Abb. 35 gegenüber 32]), während sie bei *dorsatus* nur noch in der Gesamtgestaltung der „Langwerbungen" sich auswirkt, wogegen hier die Einzelkurzphrasen eine abweichende Art der parallelen Abwandlung (1953, S. 26 links) beim Werben, die Correptio (verschleifende Reduzierung und Verkürzung [1957, Abb. 45 gegenüber 40] von Einzelbestandteilen) erfahren.

Die Rivalenlaute sind den gewöhnlichen Gesängen strukturgleich, aber versehen mit dem bezeichnenden Charakter paralleler Abwandlung in der Richtung auf Verstärkung der Laute, der bei den hier besprochenen Chorthippi durch kräftigeres Andrücken der stridulierenden Hinterschenkel an die Elytren, durch sofortiges Beginnen mit großamplitudigen Bewegungen, außerdem durch verkürzendes, die Auffälligkeit des Lautes sehr steigerndes Abreißen am Schluß bestimmt ist[8] (siehe Abb. 5, 6 [*Ch. caffer*]; 1957, Abb. 33 [*Ch. montanus*], vorliegende Arbeit, Abb. 7 [*Ch. erythropus*]). Dazu tritt bei 2 Spezies als auffällige Besonderheit der vorhin geschilderte Modus der asyndromen Hinterschenkelbewegungen auf (siehe Abb. 8, 9 [*Ch. longicornis*], Abb. 10 [*Ch. dorsatus*]).

Die Zusammenhänge der bei den beschriebenen fünf Spezies höchst charakteristischen, verschiedenartigen Anspringlaute sowie der Paarungsbeginnlaute können nur im Rahmen einer demnächst im Druck vorliegenden, einen größeren Kreis von Erscheinungen berücksichtigenden Arbeit erklärt werden. In dem hier vorliegenden engen Ausschnitt läßt sich wenigstens schon sagen, daß — besonders hervortretend bei *longicornis, caffer* und *montanus* — je zweierlei Anspringlaute bestehen: leise (bei *montanus* schon lange vor dem eigentlichen Ansprung auftretende) „vorbereitende" und kräftige „unmittelbare"; sie hängen mit der Anspringbewegung zusammen und bestehen deshalb aus nur einmaligem oder wenigzähligem Aufundab-

---

[7] Vgl. auch FABER 1953, S. 41, Nr. 4; S. 58 rechts.

[8] Desgl. Beilage 2, Spalte 6.

gehen der Hinterschenkel. Bei *longicornis* und *caffer* treten die beiden Formen im allgemeinen nicht mehr einzeln, sondern zu e i n e r zusammenhängenden Lautäußerung („Anspringäußerung“) vereinigt auf (Abb. 11 und 12); sichtlich stellt in diesem Fall die leise Äußerung eine schon stark abgewandelte Form dar (Näheres siehe a. a. O.). — Die für *longicornis* und *caffer* außerdem genannte großamplitudige, aber lautlose Aufabbewegung (siehe S. 2) ist dem „vorbereitenden Anspringlaut“ von *montanus* homolog.

Die P a a r u n g s b e g i n n ä u ß e r u n g endlich ist ja den meisten Acridiiden in ähnlicher Form gemeinsam eigen; sie besteht in einem raschen Erzittern eines oder beider Hinterschenkel, wobei die Hintertibien (abweichend von der sonst üblichen Stridulationshaltung) nach hinten ausgestreckt sind. Häufig findet dabei ein Anreiben an die Elytren statt; wegen des dabei entstehenden, charakteristischen Klangs habe ich die Äußerung als „Raschellaut“ bezeichnet (1932, S. 30; 1953). Sie kommt allen vier Spezies: *longicornis, caffer, montanus* und *dorsatus* zu; dagegen liegt überraschenderweise bei *erythropus* eine andersartige Form vor (siehe FABER 1958, Abb. 3), die ich früher schon in vergleichbarer Weise bei *Omocestus haemorrhoidalis* (1953, Beilage 2, Spalte 5) und bis zu einem gewissen Grad auch bei *Arcyptera fusca* (1953, S. 88) gefunden habe. Es ist wahrscheinlich (das soll noch experimentell geprüft werden), daß hier eine Verschmelzung der typischen Paarungsbeginnäußerung mit s o l c h e n Bewegungsformen vorliegt, wie sie sonst den gewöhnlichen, den Rivalen- und Werbestridulationen eigen sind. Sicher ist, daß ihre so spezielle Form bei *Ch. erythropus* zugleich ein Bestandteil (= e i n e der zweierlei dabei auftretenden Lautformen) der A n s p r i n g äußerungen dieser Spezies geworden ist (man vergleiche 1958, Abb. 3 [= *Ch. erythropus,* Paarungsbeginnäußerung] mit Abb. 2 [= *Ch. erythropus,* Anspringlautreihe]). —

Was nun die m o r p h o l o g i s c h e K e n n z e i c h n u n g von *Chorthippus caffer* betrifft, so schreibt W. RAMME (1923, Heft 7, S. 149): „Besonders auffällig ist die dunkel schokoladenbraune, im folgenden als forma *caffra* beschriebene Form von *Chorthippus parallelus* Zett., die sich auf und zwischen den niedrigen Rhododendronpolstern des Hochplateaus des Monte Spinale herumtreibt.“ (S. 163:) „Die auf p. 149 erwähnte schokoladenbraune Form vom Mte-Spinale-Plateau nenne ich f. *caffra;* sie ist wegen der von den sonstigen überall vorkommenden Färbungsformen des *parallelus* abweichenden Färbung bemerkenswert.“

A. GALVAGNI schreibt (im folgenden übersetzt): „Ich nenne *ochracea* f. n. diejenige Form von *Ch. parallelus* Zett., deren Körper völlig gelb, von strohgelb bis ockergelb, gefärbt ist. Holotypus und Allotypus sind von ockergelber Farbe mit hervortretenden braunen Streifen, die, in der Längsrichtung verlaufend, die obere Hälfte der Pronotumlappen einnehmen; bei den Paratypen sind die Streifen mehr oder weniger dunkel. Hinterschenkel und Knie sind immer kräftig kastanienbraun. Die gesammelten Exemplare erleiden beim Trocknen eine Veränderung der Farbe und werden dunkler.

Ch. parallelus Zett. . . . gehört, gemäß der Unterteilung, die RAMME (1923) nach der Färbung eingeführt hat, zur dritten Gruppe, zu jenen Arten, die braune oder grüne Formen aufweisen, mit allen Übergängen zwischen diesen zwei Farben (nach RAMME 1923, p. 150, muß man unter Braun die ganze Skala der Farben von Gelb bis Dunkelbraun verstehen).

Im Val di Genova [Trentino] ist . . . bei der Malga Caret bassa . . . ein kleiner Sumpf. Das Sumpfgelände zeigt sehr hellgrüne, an Strohgelb angrenzende Färbung. In diesem Lebensraum fand ich *Chorthippus* in so reicher Anzahl wie an keinem anderen Ort des Val di Genova. Die Tiere waren vollkommen angepaßt und variierten in ihrer Färbung von Strohgelb bis Ockergelb. (Von 25 ♂♂ und 15 ♀♀ zeigten nur 5 ♂♂ und 4 ♀♀ etwas Grün.) Gerade dieser Farbform von *parallelus* habe ich den Namen *ochracea* f. n. gegeben.

Die grüne Form von *Chorth. parallelus* habe ich reichlich in freien Wiesen, auch trockenen, aber insbesondere feuchten beobachtet. In sehr sumpfigen Wiesen neigt er zu einem sehr hellen Grüngelb, beinahe einer Form des Überganges zu *ochracea*. Die grüngelbe Form habe ich im Trentino ... bei den Laghi di Ledro ... und d'Ampola ... gefangen. In den feuchten Wiesen des Valle Lagarina ist die Form völlig grün. Ich kenne auch Exemplare, bei denen Teile des Körpers grün und andere kastanienbraun sind. Der am häufigsten kastanienbraun gefärbte Teil ist der Rücken (Hinterhaupt, Pronotum, Elytren); Exemplare der letzteren Form finden sich in erheblicher Anzahl auf trockenen Weiden (z. B.: Bordala ...), aber besonders in der Gegend des Überganges von Weide zu Rhododendrongesträuch.

Nach diesen Darlegungen möchte ich die Schlußfolgerung ziehen. Aus den von mir gemachten Beobachtungen geht hervor, daß *Chorthippus parallelus* Zett. in der Farbe im Zusammenhang mit dem Faktor des Lebensraumes (und auch der Nahrung?) variiert. Er zeigt grüne oder grüngelbe Färbung je nachdem, ob er auf trockenen oder feuchten oder sehr feuchten Wiesen oder auf Weiden mit Rhododendren lebt; er weist Färbungen von Strohgelb bis Ockergelb (f. *ochracea*, hygrophil) auf, wenn er sich in Gräsern sumpfiger Zonen befindet; er zeigt dunkel kastanienbraune Färbung (f. *caffra*), wenn er auf Rhododendronsträuchern lebt. Die Flecken der Rhododendronsträucher zeigen eine Gesamtfärbung von Rostbraun."

Was Galvagni im vorhergehenden über die Abhängigkeit der Färbung vom Untergrund sagt, ist sehr beachtenswert, um so mehr, als S. Ergene bei Studien über den imaginalen homochromen Farbwechsel bei Orthopteren einwandfrei die Beeinflussung der Imaginalfarbe durch die Farbe des den Tieren während der Entwicklung angebotenen Untergrundes nachweisen konnte.

Es liegen nun aber zwei verschiedene Spezies, *Ch. longicornis* und *Ch. caffer*, zugrunde, und jede kann bis zu einem gewissen Grad die gleichen Farbvariationen erfahren.

Es ist möglich, daß eine rötliche, ja ausgesprochene rote Färbung namentlich der Unterseite des Hinterleibsendes, die mir besonders bei den ♂♂ auffiel, in stärkerem Maße zu *Ch. caffer* gehört. Namentlich scheint die Streifung, die A. Galvagni für seine f. *ochracea* beschreibt, ein Charakteristikum von *Ch. caffer* zu sein; in welchem Grad, muß in späteren Untersuchungen festgestellt werden. Möglicherweise werden diese auch erweisen, daß die spezifisch ockergelbe oder gelbbraune Färbung, wie sie Galvagni gefunden hat, zum Teil gar mit einem leicht ins Rötliche gehenden Ton, für *Ch. caffer* f. *ochracea* auszeichnend ist und bei *Ch. longicornis* nicht oder nur selten in dieser Weise vorkommt. —

Der besondere Ertrag der Feststellung des *Chorthippus caffer* als eigenständiger Art dürfte in den Ergebnissen der eingeleiteten Vererbungsversuche liegen.

Zeit der hier mitgeteilten Beobachtungen: 13. bis 25. September 1959.

Ich danke den im Text genannten Herren für ihre Unterstützung, außerdem den Herren Professor Dr. R. Ebner (Wien), Dr. P. Pauschinger (Tübingen), der mich bei der Anfertigung der Oszillogramme unterstützte, ferner Herrn Tullio Perini (Trento) vom Museo di Storia Naturale della Venezia Tridentina.

Schrifttum

Ergene, S.: Der imaginale homochrome Farbwechsel bei Orthopteren. Rev. Facult. Sci. Univers. Istanbul, Serie B, 20.

Faber, A. 1929 a: Die Lautäußerungen der Orthopteren. Vergleichende Untersuchungen I. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. Bd. 13. Berlin.

— 1929 b: *Chorthippus longicornis* (Latr.) und *Chorthippus montanus* (Charp.) Zool. Anz. Bd. 81. Leipzig.

— 1932: Die Lautäußerungen der Orthopteren II. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere. Bd. 26. Berlin.

— 1942: Bioakustik. Diskussionspunkte zur Umgrenzung eines Wissenschaftsgebietes und zur Schaffung einer Forschungsstelle „Bioakustik". Tübingen.

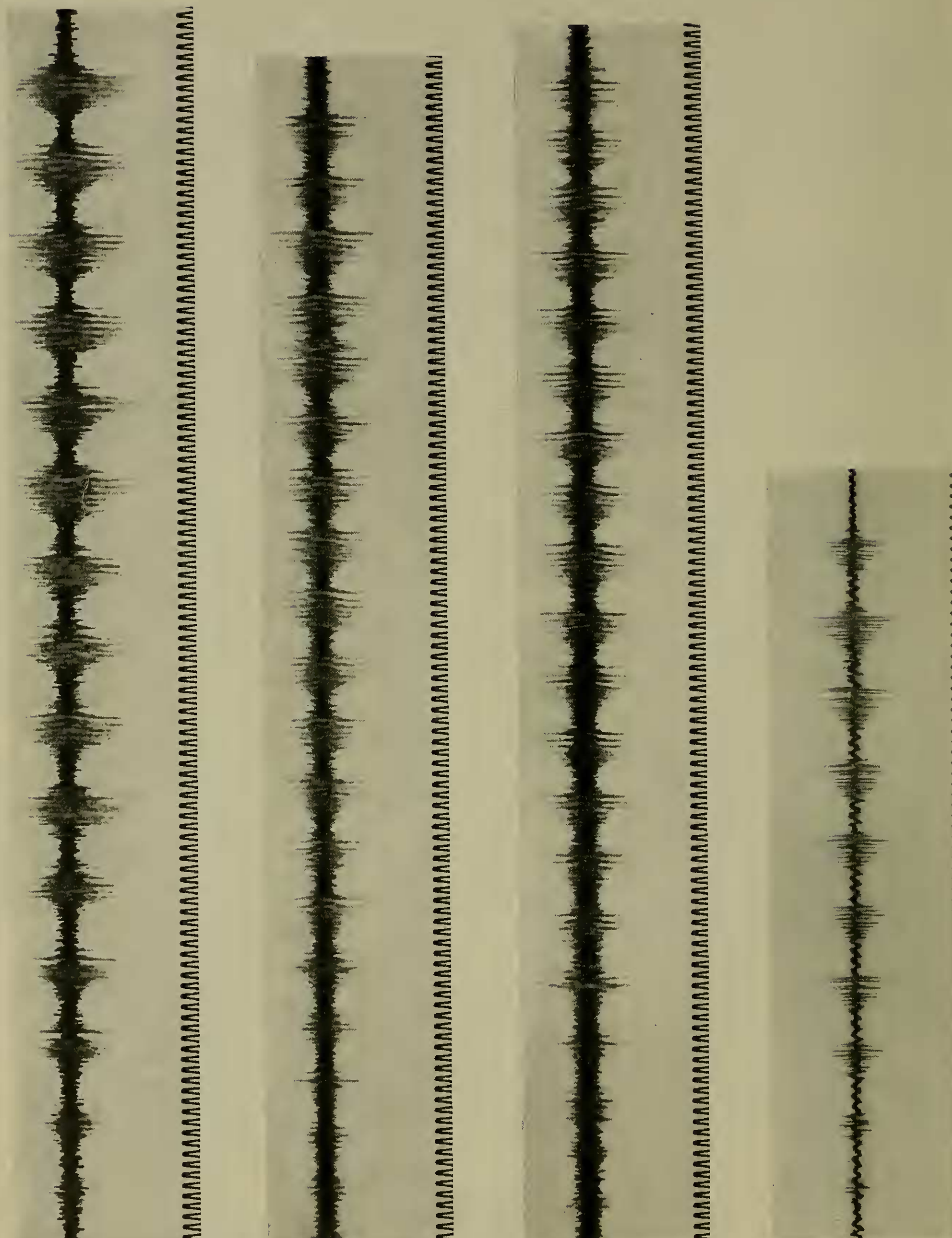
FABER, A. 1953: Laut- und Gebärdensprache bei Insekten: Orthoptera (Geradflügler) I. Stuttgart.
— 1957: Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung *Chorthippus* Fieb. Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, Nr. 1, Stuttgart.
— 1958: *Chorthippus erythropus* n. sp., ein nächster Verwandter der Gemeinen Grasschrecke [*Ch. longicornis* (Latr.)]. Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, Nr. 16. Stuttgart.
GALVAGNI, A. 1950: Contributo alla conoscenza dell' Ortterofauna del Trentino e del Veneto. Boll. Soc. Ent. Ital., LXXX, Nr. 7—8. Genova.
— 1954: Studio ecologico-sistematico sugli Ortotteroidei di un'alta valle alpina (Val di Genova — Trentino). Studi Trentini di Scienze Naturali. Rivista del "Museo di Storia Naturale della Venezia Tridentina". Annata XXXI, fasc. I—II. Trento. (*Ch. parallelus* f. *ochracea:* S. 77 f.).
RAMME, W. 1923: Orthopterologische Ergebnisse meiner Reise nach Oberitalien und Südtirol 1921. Arch. Natgesch. 89, Abt. A, H. 7, S. 145 ff. Berlin.

Bemerkungen zu den Oszillogrammen S. 10 bis 12

Die Streifengeschwindigkeit aller Oszillogramme (Oszillogramme werden, wie bekannt, von links nach rechts gelesen) ist durch die Frequenzzeitmarkierung der Wellenlinie (50 Hz) angegeben. Es entsprechen immer ± 6,9 cm eines abgebildeten Streifens der Zeitdauer von einer Sekunde.

Aufnahmen mit Zweistrahl-Oszillograph Cossor [Type 1049 MK II].

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. A. Faber, Tübingen, Biesingerstr. 8



1 2 3 4

5, 6, 7



Abb. 1. *Chorthippus caffer*. G e w ö h n l i c h e r G e s a n g eines ♂, aus 15 einzelnen Lautbestandteilen bestehend, die 15 Aufabbewegungen der Hinterschenkel entsprechen. [6,9 cm = 1 sec; ebenso bei allen folgenden Abbildungen.]

Abb. 2. *Chorthippus caffer*. W e r b e g e s a n g eines ♂ aus dem Verlauf einer „langdauernden Werbung" (siehe S. 3), aus 20 einzelnen Lautbestandteilen gebildet, die 20 syndromen Aufabbewegungen der Hinterschenkel entsprechen.

Abb. 3. *Chorthippus caffer*. Ein anderer W e r b e g e s a n g aus derselben Reihe, aus 20 einzelnen Lautbestandteilen gebildet.

Abb. 4. *Chorthippus longicornis* (Latr.). G e w ö h n l i c h e r G e s a n g eines ♂ aus 10 einzelnen Lautbestandteilen.

Abb. 5, 6. *Chorthippus caffer*. 2 R i v a l e n l a u t e des ♂. Rivalenlaute treten bei *Ch. caffer* im Gegensatz zu *Ch. longicornis* nur in der durch syndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugten Form auf. — Während die gewöhnlichen Gesänge und die Werbegesänge mit sehr leisen Einzelbestandteilen beginnen und dann erst zunehmen, ist für Rivalenlaute bezeichnend, daß sie gleich mit kräftigem Anreißen der Hinterschenkel in größerer Amplitude und in voller Lautstärke einsetzen.

Abb. 7. *Chorthippus erythropus* Faber. R i v a l e n g e s a n g des ♂, der bei dieser Spezies nur in der durch syndrome Hinterschenkelbewegungen erzeugten Form vorkommt.

8, 9, 10



11, 12, 13

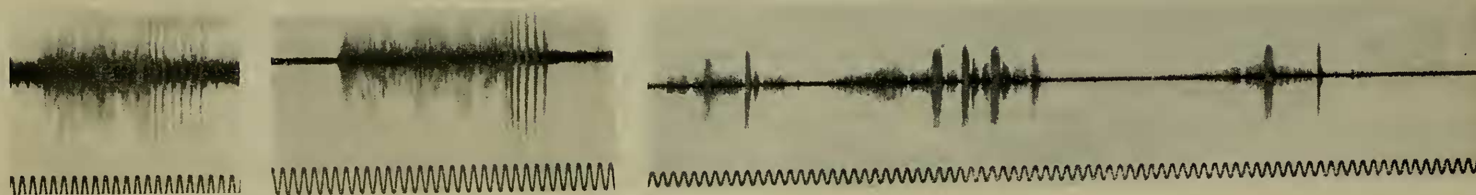


Abb. 8, 9. *Chorthippus longicornis* (Latr.). 2 Rivalenlaute des ♂, durch asyndrome, mehr oder weniger wechselläufige Bewegungen der Hinterschenkel erzeugt. Im Gegensatz zu *Ch. caffer, erythropus* und *montanus* besitzt allein *Ch. longicornis* neben den syndrom gebildeten diese durch asyndrome Bewegungen erzeugten, häufig geäußerten Rivalenlaute, die auch dem Ohr sofort durch ihren eigenartigen Klang auffallen. (Nur der gar nicht mehr zu dieser engeren Gruppe gehörende, in allen seinen Äußerungen das asyndrome Element aufweisende *Ch. dorsatus* besitzt ebenfalls diese asyndrom erzeugten Rivalenlaute: siehe Abb. 10.)

Abb. 10. *Chorthippus dorsatus* (Zett.). Rivalenlaut eines ♂: Die durch asyndrome Hinterschenkelbewegung erzeugte Form, die am häufigsten auftritt.

Abb. 11. *Chorthippus caffer*. Anspringäußerung des ♂.

Abb. 12. *Chorthippus longicornis* (Latr.). Anspringäußerung des ♂.
In Abb. 11 und 12 entsprechen die feineren Ausschläge links mehreren (in den vorliegenden Oszillogrammen 3 bzw. 4) in vibrierend-rascher Folge gereihten leisen Anspringlauten, die kräftigen Ausschläge am rechten Ende des Oszillogramms entsprechen dem einen, die Anspringäußerung dieser beiden Spezies abschließenden sogenannten „unmittelbaren" Anspringlaut. Obwohl mehrere (5—6) einzelne Ausschläge erscheinen, entsprechen sie nur einem einzigen, durch ein einmaliges kräftiges Abwärtsziehen der Hinterschenkel erzeugten Laut. (Erläuterung dieser Erscheinung siehe Faber 1957, S. 12.)

Abb. 13. *Chorthippus erythropus*. Ausschnitt aus einer Anspringlautreihe. Die Anspringäußerungen dieser Spezies unterscheiden sich auffällig von denen der anderen hier geschilderten *Chorthippus*-Arten.